Caldasia 17 (2): 313 - 324, 1993

SELECCION DE HABITAT EN UNA COMUNIDAD DE MAMIFEROS PEQUEÑOS EN LA COSTA PACIFICA DE COLOMBIA

ALONSO GONZÁLEZ-M.
Department of Horticulture, Pennsylvania State University, University Park, PA, 16801, USA

MICHAEL ALBERICO
Departamento de Biología, Universidad del Valle, Apartado 25360, Cali, Colombia.

Resumen

En 1984 se realizó un estudio ecológico durante ocho meses de la comunidad de pequeños mamíferos en la costa pacífica de Colombia utilizando el sistema de marcaje y recaptura. Se establecieron dos redes de trampeo, una en un bosque primario y otra en un bosque de crecimiento secundario. En cada estación de muestreo se midieron once características estructurales de la vegetación. El análisis de variables canónicas permitió obtener la curva de utilización del hábitat para las cinco especies más comunes. En un hábitat continuo desde bosque primario hasta bosque intervenido, cuatro especies se ubicaron en el siguiente orden: *Oryzomys bombycinus, Hoplomys gymnurus, Proechimys semispinosus, Philander opossum.* La distribución canónica de *Metachirus nudicaudatus* incluyó la distribución combinada de *Hoplomys* y *Proechimys* con un pico coincidente con aquel *Proechimys.* Estos resultados se discuten dentro del marco de la conservación de la selva húmeda neotropical.

Abstract

For eight months during 1984 a capture-recapture study of the community of small mammals was carried out at Bajo Calima on the Pacific lowlands of Colombia. Two trapping grids were established, one in primary rainforest and one in secondary growth. Eleven vegetative structural characteristics were measured at each trap station and were analyzed using canonical variables, allowing the habitat utilization curve to be obtained for each species present. Along a habitat continuum from primary to perturbed forest, the four most-common species were arranged in the order: *Oryzomys bombycinus, Hoplomys gymnurus, Proechimys semispinosus, Philander opossum.* The canonical distribution of *Metachirus nudicaudatus* included the combined distributions of *Hoplomys* and *Proechimys* with a peak coincident with that of *Proechimys.* The results are discussed in the light of Neotropical rainforest conservation.

Introducción

En comparación con regiones templadas, estudios intensivos sobre comunidades de mamíferos pequeños se han llevado a cabo en relativamente pocos sitios del neotrópico. Entre los países con más trabajos publicados, se pueden citar los de América Central (resumidos en Fleming, 1975), Venezuela (O'Connell, 1979; Eisenberg *et al.*, 1979; August 1984; Soriano & Clulow, 1988; O'Connell, 1989), Perú (Pearson & Pearson, 1978; Emmons, 1982) y Brasil (Lacher *et al.*, 1989; Malcolm, 1990). Sin embargo, la mayoría de estos estudios han sido sobre alguna especie en particular, desconociéndose las interacciones ecológicas dentro de la comunidad. August & Fleming (1984) hicieron énfasis en la necesidad de estudios sobre unidades ecológicas en vez de asociaciones taxonómicas, probando hipótesis sobre relaciones competitivas en los ambientes estables del neotrópico.

Se ha demostrado que las relaciones ecológicas intra e interespecíficas juegan un papel importante en la estructura de las comunidades (Menge & Sutherland, 1976; M'Closkey, 1978). Connell (1983) y Schoener (1983) resumen la evidencia experimental de la competencia en diversos grupos de animales. La selección de microhábitat minimiza la competencia entre especies simpátricas y permite la coexistencia estable dentro de la comunidad (Grant, 1972; Rosenzweig, 1974; Schoener, 1974; Diamond, 1978; Reinert, 1984).

Como el bosque neotropical está siendo degradado o sustituido por otras comunidades vegetales a tasas alarmantes por actividades humanas, es importante considerar el efecto de estos cambios sobre poblaciones de especies de animales nativos. En este estudio, se relaciona la distribución de las especies pequeñas de mamíferos terrestres de un bosque muy húmedo con diferentes características estructurales de la vegetación. Las poblaciones de las especies más dependientes de las comunidades vegetales no intervenidas son más suceptibles a extinciones locales y, por consiguiente deben recibir consideración especial en programas de conservación.

Area de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Granja Agroforestal del Bajo Calima (3° 59' 30" N; 76° 56' W), municipio de Buenaventura, propiedad de la Secretaría de Agricultura y Fomento del Departamento del Valle del Cauca. El área de Bajo Calima está en una zona de transición entre el Bosque Pluvial Tropical (bp-T) y el Bosque muy Húmedo Tropical (bmh-T) (Rojas, 1977). La estructura y composición de los bosques del Bajo Calima han sido estudiados por Cuatrecasas (1947), Vega (1975), Rojas (1977) y Ortiz *et al.* (1980). La precipitación es continua a través de todo el año con un promedio anual de 7345 ± 1015 mm y un promedio mensual de 628 ± 128 mm para el período de 1971 a 1984 (fig. 1 en Alberico & González, en este volumen).

Materiales y métodos

En mayo de 1984 se estableció una red de trampeo, 2.5 km al noroeste del campamento en la zona de estudios fenológicos del Centro Forestal Tropical (fig. 1), cubriendo 3.4 ha. de un bosque con poca intervención, que se denominó Fenología. Esta red consistió en 160 estaciones organizadas en 10 filas y 16 columnas, con 15 m entre estaciones, las cuales se marcaron con una estaca de madera, un número de identificación y una cinta de color fosforescente. En cada estación, se colocó en el suelo, una trampa National de 20 x 25 x 30 cm dentro de un radio de un metro de la estaca de madera. En junio se anexaron 100 trampas Sherman de 7.0 x 9.0 x 30.0 cm, pero éstas se retiraron al terminar aquel muestreo mensual, debido al poco éxito de captura. En mayo las trampas se cebaron con banano y de junio a septiembre se cambió a una mezcla de maíz molido, avena y aceite de tiburón. Un trozo de polietileno negro C-006 (20 x 35 cm) cubrió cada trampa, evitando que los animales sufrieran daño por las lluvias.

En agosto se amplió el área en 0.81 ha. en la zona norte, pero el número de trampas permaneció constante. En el sur se retiraron las trampas intermedias entre estaciones, quedando distancias de 30 m entre trampas, por ejemplo: una noche permanecían las National en las estaciones 143 y 145 quedando libres la 142 y 144. A la mañana siguiente, se trasladaban estas trampas a las estaciones que habían quedado libres la noche anterior. Este sistema se adoptó debido al número limitado de trampas y, además, buscó conocer otros movimientos de los animales que estaban en el extremo norte de la red, donde hubo mayor concentración de éstos. El trampeo se llevó a cabo entre las últimas noches de cada mes y las primeras noches del siguiente. El rango de noches muestreadas por período fue de 7 hasta 14 con un promedio de 9. Este lugar se terminó de muestrear en septiembre cuando ocurrió un vendaval que transformó considerablemente la vegetación, tumbando varios de los árboles más grandes y permitiendo la entrada de radiación solar en exceso.

En octubre se estableció la segunda red, denominada Palmeras, ubicada en un bosque con características de crecimiento secundario (fig. 1). En la red fueron colocadas 100 trampas National, organizadas en 10 filas y espaciadas 20 m entre sí, cubriendo 3.24 ha. Esta red se muestreó durante 7 noches en octubre y 8 en diciembre. El cebo utilizado fue el mismo que en la red de Fenología, pero se agregaron frutos de palma de aceite (*Elaeis guineensis*). A cada animal capturado se le registró la siguiente información: fecha, estación de captura, especie, número de identificación, sexo, estado reproductivo, condición de pelaje, peso, largo del pie y comportamiento después de liberarse. Los animales se marcaron individualmente mediante el corte de una falange. El estado reproductivo de los machos se determinó anotando la posición relativa y tamaño de los testículos. En las hembras se anotó el estado de la vulva (abierta o cerrada), el estado de preñez, palpando el abdomen para detectar la presencia de embriones y se observaron las glándulas mamarias registrando la condición de lactancia.

DENSIDAD, RANGO VITAL Y RANGOS DE MOVIMIENTO: La estimación de la densidad de población se calculó contabilizando el número de individuos que fueron capturados cada mes (número mínimo considerado vivo; August, 1983). Al área de la red de trampas se adicionó una banda cuyo ancho fue igual a la distancia promedio entre capturas sucesivas para cada especie. La distancia promedio entre capturas sucesivas (Dp) se usa como un índice de movimiento de los individuos (Fleming, 1971). La Dp se calculó para individuos recapturados tres o más veces en trampas sucesivamente diferentes.

Se destacaron aquellas capturas representativas de un cambio definitivo del terreno ocupado por el individuo, por ejemplo en el caso de juveniles abandonando el rango vital materno. El número de movimientos para el cálculo de la Dp correspondió a la suma total de capturas menos el número de individuos de la muestra. La distancia más larga (D_{max}) se calculó como la distancia en metros entre los dos sitios de captura más lejanos para un mismo individuo.

La estimación del rango vital de los individuos se hizo mediante el método de la banda periférica incluida (Stickel, 1954). Este método consiste en adicionar alrededor del área mínima una banda cuyo ancho es igual a la mitad de la distancia entre trampas. Los puntos periféricos de captura son considerados centros de rectángulos (cada lado del cual es igual a la distancia entre trampas) y el área del rango vital se encuentra conectando los ángulos exteriores de estos rectángulos. De esta forma se logra un estimativo máximo del espacio utilizado. Para la determinación del rango vital se tuvieron en cuenta los individuos que se capturaron tres o más veces, por lo menos en tres trampas diferentes.

SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT: Once variables de las características estructurales del hábitat se registraron en cada una de las estaciones de trampeo.

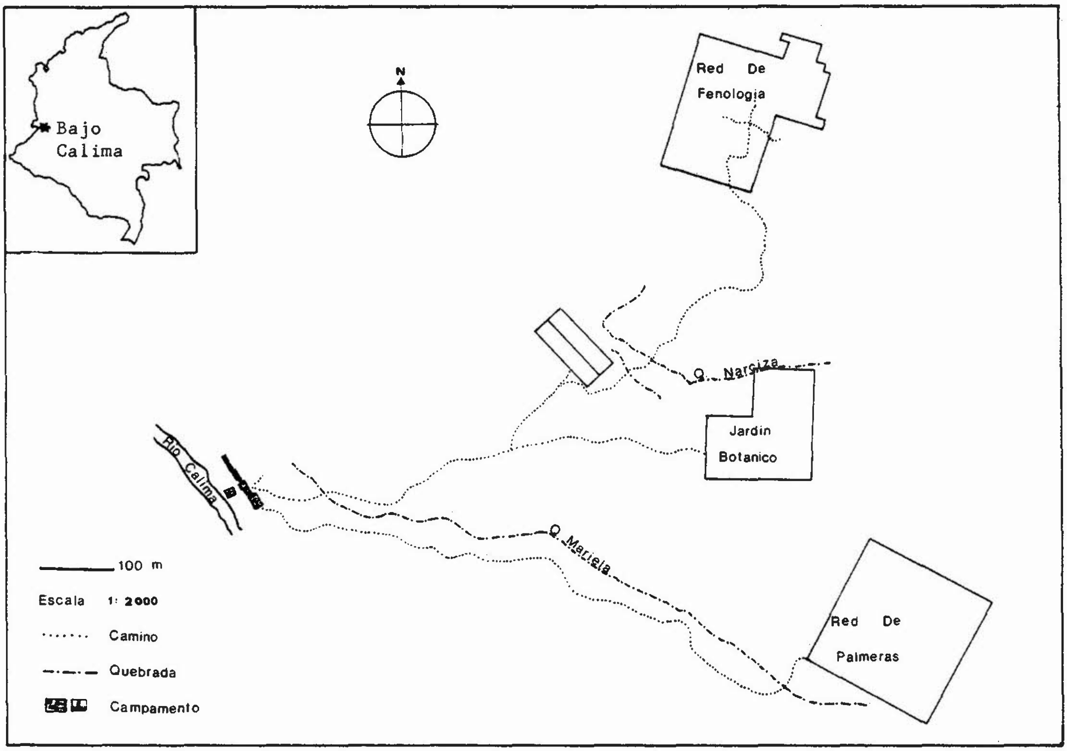

Figura 1. Mapa de la Granja Agroforestal del Bajo Calima, mostrando la ubicación de las reds de trampeo.

Tabla 1. Descripción y método de calcular las variables medidas en la vegetación en cada estación de trampeo.

Variable	Clave	Método y modo de calcularla
Altura del dosel	ALTDOSEL	En metros. Directamente se usó una vara de 5m y se determinó cuantas veces estuvo incluída en la altura del dosel.
Penetración de luz	PENLUZ	Se usó un cuadrante de madera de 70x70 cm dividido en 100 sub-unidades; se sostuvo a 1.90 m. y se determinó cuantas sub-unidades dejaban pasar luz en más del 50% de su área; se transformó a función arcoseno.
Estrato alto	ESTALT	Estimación subjetiva en una escala de 0 a 4 de la densidad de vegetación en el estrato de 21 a 30 m de altura. 0 indicó 1-19%; 1 indicó 20-39% y 4 representó 80-99%.
Estrato medio	ESTMED	Densidad de vegetación en el rango de 12-20 m de altura. Escala igual que ESTALT.
Estrato Bajo	ESTBAJ	Densidad de vegetación en el rango de 5-11 m de altura. Escala igual que ESTALT.
Alt. del Brinzal	ALTBRIN	Altura representativa (cm) de la vegetación de máximo 1.5 m. de altura
Densidad Brinzal	DBRIN	Estimación subjetiva en la escala: (1) muy disperso, (2) disperso, (3) concentrado, (4) muy concentrado.
Alt. del Latizal	ALTLAT	Altura representativa en cm de la vegetación con un D.A.P.< 5 cm y máximo 5 m de altura.
Densidad Latizal	DLAT	Igual que DBRIN.
Densidad del Bosque	DBOSQ	= (D.A.P.)2/10^6 . D.A.P. expresado en mm.
Número de Arboles	NARBOL	Número de árboles (D.A.P. > 5 cm) alrededor de la trampa, dividido por el área muestreada (78.54 m^2).

En la tabla 1 se resumen los métodos y se definen las variables medidas en el hábitat. Con base en estos datos, se hizo un análisis de varianza de clasificación canónica para eliminar las variables que no mostraran diferencias significativas entre las especies (grupos) y se realizó un análisis de correlación de las variables entre todos los grupos, para descartar aquellas que tuviesen un alto grado de asociación ($r>0.7$). El valor medio de cada variable del hábitat en cada especie, se calculó teniendo en cuenta el valor de las variables en las estaciones de captura. Las variables se midieron directamente o en porcentaje y se transformaron a arcoseno antes de ser incluidas en el análisis de variables canónicas (Sokal & Rohlf, 1981). El gradiente que se presentó en las características del estado sucesional de la vegetación, se complementó con una medida en la diversidad en la altura del follaje (FHD). Esta medida se representó con el índice de Shannon-Wiener:

$$H=-\sum p_i \log p_i$$

donde p_i es la proporción de los valores que corresponden a la clase i. La clase i está conformada por aquellas variables que midieron características de la vegetación en algunos de los estratos de la altura (ESTALT, ESTMED, ESTBAJ, DLAT, DBRI). El índice de diversidad de altura del follaje es sensible al aumento de la complejidad del hábitat, entendiéndose por un hábitat muy complejo aquel que presenta una serie de estratos bien definidos en la vegetación (August, 1984).

La selección de microhábitat entre las especies se estudió mediante un análisis de variables canónicas (AV C). Los grupos representaron las cinco especies más comunes de mamíferos (g=5), las variables fueron las once características de la vegetación que se tuvieron en cuenta en el análisis (p=11) y los casos considerados correspondieron al número total de estaciones de trampeo donde cada animal fue capturado al menos una vez (n=273).

La distancia generalizada de Mahalanobis se usó como criterio para la inclusión de las variables en la función canónica. El vector latente para cada función proporciona las coordenadas de la dirección en la cual cae la función en términos de las variables originales. La raíz latente indica la importancia relativa de cada función canónica (Alvey *et al.*, 1982). La distancia de Mahalanobis se concentra sobre las variables que generan la separación más grande para el par de grupos que esté más cerca en ese paso. Esto tiende a hacer que todos los grupos estén cada vez más separados (Klecka, 1980). Se usó la matriz de covarianza en el cálculo de la función canónica, cuya significación se probó usando los valores F asociados a la distancia de Mahalanobis. Todos los análisis estadísticos se hicieron usando el paquete estadístico de Genstat (Lane *et al.*, 1987).

Resultados

Se capturaron 115 individuos de 7 especies un total de 654 veces y las dos redes de muestreo fueron diferentes en cuanto al número, composición y abundancia relativa de las especies de mamíferos (tabla 2). En orden de frecuencia de captura comenzando por las más comunes, las especies representadas fueron: *Hoplomys gymnurus, Proechimys semispinosus, Metachirus nudicaudatus, Oryzomys bombycinus, Didelphis marsupialis, Philander opossum* y *Heteromys australis*. Otras especies de mamíferos pequeños (*Melanomys caliginosus* y *Neacomys tenuipes*) se han reportado para la misma localidad y por lo menos cinco especies más para hábitats similares de la costa pacífica (Alberico, 1983), pero no fueron capturadas en el marco del presente estudio. Individuos de *Lutra longicaudis* y *Chironectes minimus* fueron observados durante el desarrollo del trabajo de campo.

Estación Fenología: Se capturaron 86 individuos, de 7 especies de mamíferos, 252 veces en 9028 noches-trampa (2.8% de éxito de captura). *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* fueron las especies más abundantes (tabla 2), abarcando 53.5% y 20.6% del total de capturas, respectivamente. *Metachirus nudicaudatus*, con 11 individuos en la red, representó 8.7% del total de capturas pues sólo 3 individuos fueron recapturados. Otras especies de la comunidad presentes en este hábitat fueron *Oryzomys bombycinus, Didelphis marsupialis y Heteromys australis. Philander opossum* se capturó sólo una vez.

Tabla 2. Especies presentes en las dos redes de trampeo (F=bosque primario; P=Bosque secundario). Número total de individuos (N) en cada red y el número (Cap.) y el porcentaje (%) de capturas.

		Hoplomys	*Proechimys*	*Metachirus*	*Oryzomys*	*Didelphis*	*Heteromys*	*Philander*
N	F	40	11	11	10	6	7	1
	P	13	16	5	-	13	-	3
Cap.(%)	F	135 (53.6)	52 (20.6)	22 (8.7)	26 (10.3)	9 (3.6)	7 (2.8)	1 (0.4)
	P	20 (19.6)	40 (39.2)	19 (18.6)	-	13 (12.6)	-	10 (9.8)

Tabla 3. Valor medio de las variables del habitat en las especies de mamíferos.

Variable	*Hoplomys*	*Proechimys*	*Metachirus*	*Didelphis*	*Oryzomys*	*Heteromys*	*Philander*
ALTDOSEL	20.68	15.70	15.50	18.22	24.82	23.00	8.90
PENLUZ	23.49	25.79	24.66	22.29	24.38	30.70	31.24
DBRIN	2.31	2.84	2.66	2.59	2.13	2.60	3.40
DLAT	2.33	2.97	2.57	2.68	2.04	2.00	3.50
DBOSQ	0.21	0.11	0.14	0.14	0.29	0.29	0.06
NARBOL	6.43	7.53	6.71	6.95	6.73	5.80	7.40
ESTALT	0.97	0.51	0.58	0.91	1.30	1.60	0.00
ESTMED	1.18	0.60	0.82	1.18	1.13	0.60	0.10
ESTBAJ	1.92	2.34	2.13	2.22	1.73	1.00	2.70
ALTLAT	438.80	470.34	439.21	445.00	378.26	390.00	495.00
ALTBRIN	105.30	107.06	105.26	111.82	90.00	120.00	115.00

ESTACIÓN PALMERAS: Se capturaron 50 individuos, de 5 especies, 102 veces en 1600 noches-trampa (6.3% de éxito de captura; tabla 2). El número de individuos de *Proechimys semispinosus* fue muy similar al de *Hoplomys gymnurus*, pero la frecuencia relativa de captura de la primera especie alcanzó a ser el doble de la segunda. El número de individuos de *Metachirus nudicaudatus* fue menor que en la red de Fenología, pero se atraparon un mayor número de veces en esta red, abarcando 18.6% del total de capturas. *Philander opossum* y *Didelphis marsupialis* fueron más comunes en este hábitat que en Fenología.

SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT: El valor medio de las variables del hábitat para cada especie de mamífero se presenta en la tabla 3. El análisis de varianza mostró que todas las variables presentaron diferencias significativas ($p<0.001$), por lo cual todas se tuvieron en cuenta para el análisis de correlación. La matriz de correlación de las variables dentro de los grupos mostró que los coeficientes no llegan a ser muy altos ($r<0.5$) y sólo ALTDOSEL y ESTALT sobrepasaron este límite ($r=0.66$).

Oryzomys bombycinus tuvo el valor más alto en la variable ALTDOSEL (24.8 m) y el más bajo DBRIN y DLAT. *Proechimys semispinosus* y *Metachirus nudicaudatus* presentaron valores en ALTDOSEL muy similares entre sí (15.7 y 15.5 m). *Philander opossum* tuvo el valor más bajo en HDOS (8.90 m), el brinzal más concentrado (3.40) y el latizal más alto (495 cm).

Todas las variables canónicas fueron incluidas en el análisis. Las matrices de covarianza fueron significativamente diferentes ($x^2=248.431$ y 264 grados de libertad, $p<0.05$). Esto indica que las especies mostraron diferentes patrones de variación con respecto a las variables originales (Reinert, 1984) y la representación multivariada de las especies en el espacio difieren significativamente en tamaño o forma, a pesar de sus diferencias o similitudes en posición (Duesert & Shugart, 1979). Aunque la homogeneidad en las matrices de covarianza es una presunción fundamental para el análisis de funciones canónicas, su violación es típica tanto para los datos ecológicos como para las grandes muestras y no necesariamente niega la derivación de resultados biológicamente significativos de los análisis (Green, 1971), causando poca alteración en los resultados y en su interpretación (Blackieth & Reyment, 1971).

Dado el bajo número de capturas de *Philander opossum* y *Heteromys australis* (11 y 7, respectivamente), estas especies no se incluyeron en el análisis canónico, para evitar que los grupos fueran muy disparejos. La tabla 4 presenta los valores de cuatro funciones canónicas, de las cuales sólo la primera fue estadísticamente significativa (x^2 $(44)=104.76$, $p<0.001$). La tabla 5 presenta los valores de las raíces latentes de las variables del hábitat en la primera función canónica. Estas variables representan características estructurales del hábitat y la función canónica tiene interpretación biológica. Esta representa un gradiente en las condiciones de sucesión de la vegetación, desde sitios donde los árboles presentan gran diámetro y altura, con poca penetrabilidad de luz, hasta lugares donde los árboles son de poca altura, de menor

Tabla 4. Coeficientes de correlación de las variables canónicas en cada una de las funciones canónicas. Los nombres de las variables como en la tabla 2.

Estadístico	Función canónica			
	I	II	III	IV
Raíz	0.3603	0.0944	0.0284	0.0010
Test-Chi cuadrado	104.7556	***30.8967 ns	9.2296 ns	2.4896 ns
Grados de libertad	44	30	18	8

Variables	
ALTDOSEL	0.04008
PENLUZ	0.00021
DBRIN	-0.71729
DLAT	-0.54517
DBOSQ	2.03388
NARBOL	-0.09998
ESTALT	-0.12251
ESTMED	-0.07745
ESTBAJ	-0.13989
ALTLAT	0.00012
ALTBRIN	0.00173

***=P<0.001 ; ns= No significativo

diámetro y hay mucha luz facilitando el crecimiento del brinzal y del latizal. Las cinco variables con mayor valor en la raíz latente fueron: DBOSQ, DBRIN, DLAT, ESTBAJ y ESTALT.

La diversidad en la altura del follaje (FHD, tabla 5) estuvo correlacionada positivamente con los vectores latentes (r=0.90, p<0.01). El hábitat más complejo, es decir con más estratos, fue ocupado por *Oryzomys bombycinus.* Esta especie tuvo un valor alto de FHD y el máximo valor en el vector latente (0.978). El hábitat con menos estratos (menor FHD) estuvo ocupado por *Philander opossum*, seguido por *Proechimys semispinosus* (tabla 5).

La razón F multivariada entre las especies no mostró diferencias significativas en el vector de *Hoplomys gymnurus* cuando se comparó con *Metachirus nudicaudatus, Didelphis marsupialis* y *Oryzomys bombycinus.* El vector de *Oryzomys bombycinus* tuvo diferente localización en la función canónica al compararlo con *Proechimys, semispinosus Metachirus nudicaudatus* y *Didelphis marsupialis.* El vector de *Proechimys semispinosus* fue significativamente diferente del valor de *Hoplomys gymnurus* y *Oryzomys bombycinus*, pero no del de las otras especies (tabla 6).

La frecuencia de utilización de hábitat se presenta en la figura 2, mediante la distribución de frecuencias de los valores canónicos. El eje X representa el valor que resulta luego de una transformación normal de las variables en cada estación de trampeo y que tienen relevancia en la primera función canónica. Este eje está representando un gradiente en el estado sucesional de la vegetación, donde los valores menores de cero significan un bosque con características secundarias y los valores por encima de cero corresponden a un bosque primario y con muy poca intervención. El eje de la ordenada muestra la frecuencia con que cada especie utilizó esos valores canónicos.

Las observaciones que conforman el lado negativo de la curva de utilización de hábitat en *Hoplomys gymnurus* (fig. 2) en su mayoría corresponden a los individuos capturados en la red de Palmeras. Sin embargo, estos valores se ven incrementados por estaciones de la red de Fenología donde algunas variables (HDOS, HLAT, DBOSQ) no contribuyeron significativamente al valor canónico y probabilísticamente fueron asignados a *Proechimys semispinosus* o *Metachirus nudicaudatus.* Las estaciones periféricas de los rangos de actividad de *Hoplomys gymnurus* también contribuyeron a engrosar el lado negativo de la curva. Estas estaciones fueron lugares marginados que sólo fueron ocupados ocasionalmente. Aquellos valores en el lado positivo de la curva de utilización del hábitat

Tabla 5. Valor de la raíz latente para cada especie en la primera función canónica y el valor del índice de diversidad de altura del follaje (FHD).

Especie	Raíz latente	FHD
Oryzomys	0.978245	0.68536
Hoplomys	0.422969	0.67468
Didelphis	-0.330542	0.66314
Metachirus	-0.337477	0.63881
Proechimys	-0.829037	0.60856
Philander		0.49250

de *Proechimys semispinosus* (asignados según probabilidades a *Hoplomys gymnurus*) corresponden en su mayoría a los lugares compartidos por las dos especies. *Oryzomys bombycinus* alcanzó los valores más altos en las variables ALTDOSEL (24.8 m) DBOSQ (0.30) y ESTALT (1.30) que contribuyen fuertemente a que el pico más alto de la frecuencia de utilización del hábitat esté en el lado positivo (fig. 2). La curva de esta especie se sobrepone ampliamente con la de *Hoplomys gymnurus*, especie que presentó los valores inmediatamente inferiores en las mismas variables mencionadas para *Oryzomys bombycinus* (ALTDOSEL, DBOSQ, ESTALT). *Didelphis marsupialis* ocupó un rango muy amplio del hábitat, desde bosque primario hasta rastrojos. A pesar de esto, el mayor número de capturas se logró en la red Palmeras. Cuando se pretendió construir la curva de utilización del hábitat se encontraron dos picos, uno en el lado negativo y uno en el positivo. Esto posiblemente obedece al bajo número de capturas que crea discontinuidades en los valores canónicos, dificultando la construcción de los histogramas, de tal manera que la curva respectiva (fig. 2) es apenas una aproximación.

Discusión

Las dos redes de estudio mostraron diferencias en una serie de características. Primero, en la de Fenología se capturaron cuatro especies de roedores (*Oryzomys bombycinus, Heteromys australis, Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus*) y dos especies de marsupiales (*Didelphis marsupialis* y *Metachirus nudicaudatus*) mientras en la de Palmeras fueron dos roedores (*P. semispinosus* y *H. gymnurus*) y tres marsupiales (*D. marsupialis, M. nudicaudatus* y *P. opossum*). Segundo, el bosque de crecimiento primario caracteriza la red de Fenología, mientras que Palmeras está cubierta de un bosque de crecimiento secundario. Tercero, la abundancia relativa de *Hoplomys gymnurus* es mayor que la de *Proechimys semispinosus* en Fenología, situación opuesta a la encontrada en Palmeras donde las proporciones se invierten. Esta serie de hechos contrastantes sugiere fidelidad o dependencia del hábitat en algunas especies, así como un amplio rango de utilización del hábitat por otras. August (1983) establece una definición de complejidad del hábitat: "un hábitat complejo tiene muchos estratos con un follaje denso y un hábitat simple tiene menos estratos de vegetación". La complejidad del hábitat es un factor regulador de la diversidad (MacArthur, 1964; Emmons, 1980) y de la riqueza de especies en una comunidad (August, 1983). La red de Fenología, que tiene mayor complejidad que la de Palmeras en las características del hábitat, presentó seis especies de mamíferos mientras que la segunda red presentó cinco. *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* son frugívoros (Fleming, 1975); *Didelphis marsupialis, Philander opossum* y *Metachirus nudicaudatus* son omnívoros. Fleming (1972) encontró evidencia de que *Didelphis marsu-*

Tabla 6. Razón del estadístico F multivariado entre las raíces latentes de las especies. Cada estadístico F tiene 11 y 258 grados de libertad

	Hoplomys	*Proechimys*	*Metachirus*	*Didelphis*
Proechimys	5.8338**			
Metachirus	1.8787 ns	1.3747 ns		
Didelphis	1.1693 ns	1.0223 ns	0.5073 ns	
Oryzomys	1.8703 ns	5.0532 **	3.3481 **	2.8418 *

** = p < -0.001; * = p < 0.01; ns = no significativo

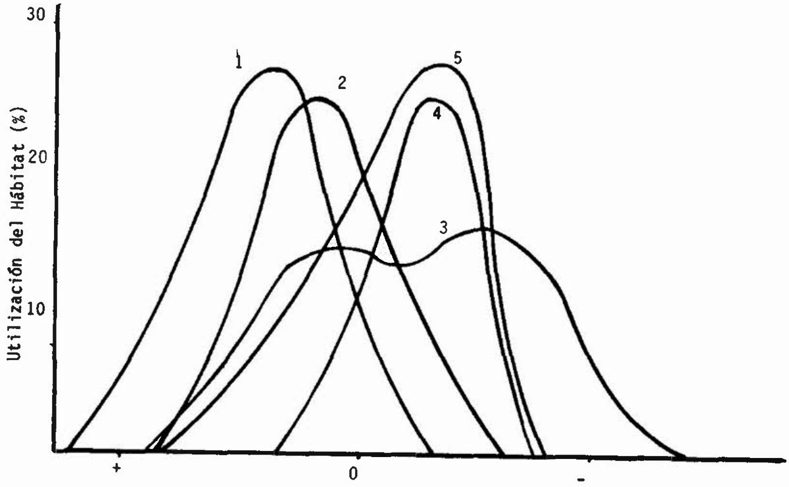

Figura 2. Frecuencia de utilización del hábitat por cinco especies comunes en el Bajo Calima con base en los valores de la primera función canónica: 1) *Oryzomys bombycinus*, 2) *Hoplomys gymnurus*, 3) *Didephis marsupialis*, 4) *Metachirus nudicaudatus*, 5) *Proechimys semispinosus*.

pialis y *Philander opossum* son predadores de *Proechimys semispinosus* en Panamá. Por lo tanto, relaciones de tipo competitivo y de predación parecen estar condicionando las preferencias del hábitat en las especies y la estructura de la comunidad en Bajo Calima.

La concepción multidimensional del nicho propuesta por Hutchinson (1965) considera una serie de ejes que representan los recursos y características medioambientales utilizadas por una especie. Las características estructurales del hábitat constituyen algunos de los ejes a lo largo de los cuales están distribuidas las especies, permitiendo la diferenciación de nichos y la coexistencia dentro de la comunidad (Schoener, 1974). El nicho de una especie está definido por la función de utilización, es decir la distribución a lo largo del eje de recursos que la especie utiliza (May & MacArthur, 1972). La figura 2 esquematiza la posición de cada una de las especies a lo largo del eje del nicho que representó las características estructurales del hábitat. En esta figura, *Oryzomys bombycinus* aparece como una especie de bosque primario. *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* presentan sobreposición en la utilización del hábitat pero con picos máximos ubicados en lugares diferentes a lo largo del eje. *Metachirus nudicaudatus* ocupa hábitats con un amplio rango de complejidad. *Philander opossum*, aunque no se incluyó en el análisis, fue más abundante en el bosque intervenido. *Heteromys australis* compartió muchas de las estaciones ubicadas en las áreas de actividad de *Hoplomys gymnurus* y *Oryzomys bombycinus*. Los trampeos durante ocho meses en el Bajo Calima permitieron un total de diez capturas de tres individuos de *Philander opossum* en el bosque secundario y sólo uno en el bosque primario. Esta diferencia puede obedecer a la ausencia de trampas en los árboles, ya que *Philander opossum* se ha considerado como una especie principalmente arborícola (Charles-Dominique, 1983), no pudiendo descartarse totalmente su presencia en la red de Fenología. Nuestros resultados sugieren que estos animales frecuentan más el suelo en hábitats estructuralmente menos complejos. *Metachirus nudicaudatus* ocupó un área con un amplio rango de variación en la estructura de la vegetación, siendo tan frecuente en Fenología como en Palmeras pero no se encontró en los rastrojos, donde *Philander opossum* parece ser la especie dominante. Igual que en el presente estudio, *Metachirus nudicaudatus* fue capturado únicamente sobre el suelo en Manaus, Brasil; en cambio, *Didelphis marsupialis* fue capturado tanto sobre el piso como en los árboles (14.7 m; Malcolm, 1991). Futuras investigaciones, que incluyan trampeo en los árboles, podrían dar luces sobre la verdadera segregación del hábitat entre estos marsupiales y esclarecer si existen relaciones competitivas. Es de anotar que en Palmeras donde la vegetación es intermedia entre rastrojo y bosque primario, los rangos vitales de *Philander opossum* y *Metachirus nudicaudatus* presentaron amplia sobreposición.

De acuerdo con los resultados obtenidos, *Oryzomys bombycinus* y *Hoplomys gymnurus* parecen ser las especies más susceptibles a perturbaciones en la selva húmeda de la costa pacífica de Colombia. El grado de esta intervención humana y su tasa acelerada de avance no deben subestimarse. Es de anotar que durante el trabajo de campo en la red de Fenología se encontraron cortadores de madera utilizando hachas o motosierras en numerosas ocasiones. Su presencia en esta zona se explica por la existencia de valiosas especies maderables. Cuando el investigador explicó el peligro que esta intervención en el hábitat representaba para el estudio en progreso, los cortadores accedieron a trasladarse a otras áreas. Este tipo de explotación de la madera es frecuente y constituye el sustento económico para muchos habitantes de la zona. Sin embargo, si los claros resultantes de esta actividad son pequeños e infrecuentes, probablemente no causarán la extinción total de las especies susceptibles de la zona, sino solamente su sustitución en los puntos donde la diversidad estructural de la vegetación esté cambiada por aquellas especies más capacitadas para vivir en bosques secundarios. Pero si pensamos en una tala masiva, del tipo que es común en el Bajo Calima y en la mayoría de los bosques de la costa pacífica, no sólo las especies más suceptibles sino todas aquellas dependientes de los hábitats boscosos en algún grado podrían estar condenadas a desaparecer en áreas grandes de su distribución precolombina.

También, es importante tener en cuenta que el presente estudio se centró sólo en las especies comunes, para las cuales un análisis estadístico fuera factible. Pero los mismos bosques son habitados por muchas más especies de mamíferos terrestres (Alberico, 1983), algunas bastante raras, sin hablar de otros grupos. Aquí presentamos datos que apoyan la hipótesis de que la degradación de los bosques neotropicales es un factor importante que contribuye a las extinciones de especies de animales. Un esfuerzo conjunto de entidades nacionales e internacionales para proteger estos únicos, pero frágiles, ecosistemas es necesario. La creación de parques o reservas que cumplan su función de protección del ambiente tiene que estar acompañado de un desarrollo de programas educativos y socio-económicos que acojan a la comunidad que habita la zona. Esta protección del hábitat no es efectiva si sólo se implementan programas de vigilancia y castigo cuando no se ofrecen alternativas para el sector donde el bosque esté siendo "protegido". Para la conservación de los animales neotropicales, es necesario controlar la tala indiscriminada de los bosques donde viven.

Agradecimientos

Esta contribución y la siguiente (Alberico & González) se basaron en el Trabajo de Grado del primer autor en el Departamento de Biología, Universidad del Valle. Los autores están agradecidos con la Universidad del Valle y con COLCIENCIAS por el apoyo económico recibido; con los doctores Humberto Carvajal y Alberto Alzate (Departamento de Microbiología, Universidad del Valle) y con los Ingenieros Forestales Armando Vásquez y Fabio Durán (Universidad del Tolima) por el apoyo logístico; el doctor Oscar Brand (Centro de Cómputo, Universidad del Valle) colaboró en el procesamiento estadístico de los datos. A Eutimio y a los Biólogos Alfonso Sánchez y Deborah Wolfe por su invaluable ayuda en el trabajo de campo. Los doctores Jaime Cantera, Jorge H. Restrepo, Fernando Zapata y Luz Marina Alvaré revisaron cuidadosamente los manuscritos y L.M. Alvaré y Saulo Usma elaboraron las ilustraciones en Alberico & González.

Literatura citada

Alberico, M. 1983. Lista anotada de los mamíferos del Valle. *Cespedesia* 12: 51-72.

Alberico, M. & A. González-M. 1993. Relaciones competitivas entre *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* (Rodentia: Echimyidae) en el occidente colombiano. Caldasia 17(2).

Alvey, N.G., N.W. Galwey & P.W. Lane. 1982. *An introduction to Gentast.* Academic Press, London. 152 p.

August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507.

___ 1984. Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela, pp. 71-104. In: R.E.

Martin & B.R. Chapman (eds.) Contributions in mammalogy in honor of Robert L. Packard. Special Publications of the Museum, No. 22. Texas Tech University, Lubbock.

___ **& T.H. Fleming.** 1984. Competition in Neotropical small mammals. *Acta Zoologica Fennica* 172: 33-36.

Blackieth, E.R. & R.A. Reyment. 1971. Multivariate morphometrics. Academic Press, New York.

Charles-Dominique, P. 1983. Ecology and social adaptations in didelphid marsupials: comparison with eutherians of similar ecology. Pp. 395-422, In: Eisenberg, J.F. & D.G. Kleiman (eds.) Advances in the study of mammalian behavior. Spec. Publ., Amer. Soc. Mammalogists.

Connell, J.H. 1983. On the prevalance and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Amer. Nat.* 122: 661-696.

Cuatrecasas, J. 1947. Vistazo a la vegetación natural del Bajo Calima. *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 7: 306-312.

Diamond, J.M. 1978. Niche shift and the rediscovery of interspecific competition. *Amer. Sci.* 66: 322.331.

Duesert, R.D. & H.H. Shugart, Jr. 1979. Niche pattern in a forest floor small mammal fauna. *Ecology* 60: 108-118.

Eisenberg, J.F., M.A. O'Connell & P.V. August. 1979. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats, pp. 187-207. In: J.F. Eisenberg (ed.) Vertebrate ecology in the northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Emmons, L.H. 1980. Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels. *Ecol. Monogr.* 50: 31-54.

___ 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in Southeastern Peru. *Tropical Ecology* 23: 280-290.

Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. *Misc. Publ., Mus. Zool.*, Univ. Michigan 143: 1-77.

___ 1972. Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mamm.* 53: 619-623.

___ 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems, pp. 269-298. In: F.B. Golley, K. Petrusewicz & L. Ryskowski (eds.) Small mammals: their productivity and population dynamics. International Biological Programe, No. 5. Cambridge University Press, Cambridge.

Grant, P.R. 1972. Interspecific competition among rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 79-106.

Green, R.H. 1971 A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve molluscs of central Canada. *Ecology* 52: 533-566.

Hutchinson, G.E. 1965. The ecological theater and the evolutionary play. Yale Univ. Press, New Haven. 139 pp.

Klecka, W.R. 1980. Discriminant analysis. *Sage Univ. Pap. Ser. Quant. Applic. Soc. Sci.*: 7-19.

Lacher, T.E., Jr., M.A. Mares & C.J.R. Alho. 1989. The structure of a small mammal community in a central Brazilian savanna. Pp. 137-162. In: Redford, K.H. & J.F. Eisenberg (eds.), Advances in Neotropical mammalogy. The Sandhill Crane Press, Inc., Gainesville, Florida.

Lane, P.W., N.W. Galvey & N.G. Alvey. 1987. Genstat 5: an introduction. Clarendon Press, Oxford.

MacArthur, R.H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *Amer. Nat.* 98: 387-398.

Malcolm, J.R. 1990. Estimation of mammalian densities in continuous forest north of Manaus, pp. 339-357. In: A.H. Gentry (ed.) Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven.

___ 1991. Comparative abundances of Neotropical small mammals by trap height. *J. Mamm.* 72: 188-192.

May, R.M. & R.H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci.* USA 69: 1109-1113.

M'Closkey, R.T. 1978. Niche separation and assembly in four species of Sonoran Desert rodents. *Amer. Nat.* 112: 683-694.

Menge, B.A. & J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Amer. Nat.* 110: 351-369.

O'Connell, M.A. 1979. Ecology of didelphid marsupial from northern Venezuela. Pp. 73-87. In: Eisenberg, J.F. (ed.) Vertebrate ecology in the northern Neotropics. Smith. Inst. Press, Washington, D.C.

___ 1989. Population dynamics of Neotropical small mammals in seasonal habitats. *J. Mamm.* 70: 532-548.

Ortiz, G.L., L. Osorio & E. Suárez. 1980. Relación diámetro (1.3 m del suelo) con el diámetro de copa de bosques secundarios en el bosque muy húmedo tropical del Bajo Calima, Buenaventura. Tesis . Fac. Ingn. Forest., Univ. del Tolima.

Pearson, O.P. & C.P. Ralph. 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"*, Univ. Nac. Mayor San Marcos (Lima) No. 18: 1-97.

Reinert, H.K. 1984. Habitat separation between sympatric snake populations. *Ecology* 65: 478-486.

Rosenzweig, M.L. 1974. On the evolution of habitat selection. Pp. 401-404. In: Proc 1st Internat. Congress Ecol.

Rojas, A.M. 1977. Los bosques húmedos del Bajo Calima, Buenaventura, Colombia. Composición y estructura. Dto. Prod. Sanidad Vegetal, Fac. Ing. Forestal, Univ. Tolima.

Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

___ 1983. Field experiments on interspecific competition. *Amer. Nat.* 122: 204-285.

Sokal, R.R. & F.J. Rolhf. 1981. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman & Co. 859 pp.

Soriano, P.J. & F.V. Clulow. 1988. Efecto de las inundaciones estacionales sobre poblaciones de pequeños mamíferos en los llanos altos occidentales de Venezuela. *Ecotrópicos, Revista de la Sociedad Venezolana de Ecología*. 1: 3-10.

Stickel, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mamm.* 35: 1-35.

Vega, G.G. 1975. Análisis estructural de tres comunidades forestales del Bajo Calima, Departamento del Valle del Cauca, Colombia. Tesis de Magister. Univ. Costa Rica (Centro Agronómico Forestal).